昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, December 2011, 54(12): 1433 - 1444 ISSN 0454-6296

昆虫味觉感受机制研究进展

汤清波[1,2]，马 英[1]，黄玲巧[2]，王琛柱[2,*]
(1. 河南农业大学植物保护学院，郑州 450002；2. 中国科学院动物研究所，农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京 100101)

摘要：很多昆虫具有极其灵敏的味觉感受系统，在其取食选择、交配和产卵等过程中起重要作用。相对于昆虫的嗅觉机制，对昆虫味觉感受机制的研究较少。传统的味觉感受研究主要集中在味觉感器外部形态、味觉电生理和行为学上。近年来随着分子遗传学、生物信息学和神经生物学技术的应用，昆虫味觉的研究不断深入，主要体现在下列两方面：(1)味觉受体方面，通过分子生物信息学等手段获得了多种昆虫的味觉受体，不同种昆虫之间受体数目差异较大，不同受体之间氨基酸的相似性较低。通常，根据味觉受体配体物质的性质可以把味觉受体分为取食抑制素受体和取食刺激素受体两大类。(2)味觉神经元的投射及味觉编码机制方面，多个研究表明昆虫外围味觉神经元在中枢神经系统中的投射部位为咽下神经节和后脑，但是不同性质的受体神经元投射的具体位置有所不同。本文对昆虫味觉感器和神经元的基本特征，味觉受体的进化、表达和功能，味觉神经元在中枢神经系统中的投射，味觉神经元的编码机制及味觉可塑性等进行了综述。

关键词：昆虫；味觉；味觉感器；味觉受体；神经元投射；味觉编码
中图分类号：Q966 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2011)12-1433-12

Advances in mechanisms of taste perception in insects

TANG Qing-Bo[1,2], MA Ying[1], HUANG Ling-Qiao[2], WANG Chen-Zhu[2,*] (1. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Many insects possess sensitive taste perception systems which play crucial roles in the processes of food selection, mating, and oviposition. The mechanism of taste perception is less studied compared to that of olfaction perception in insects. Most of the traditional taste studies are about the morphology and electrophysiology of gustatory sensilla, and behaviour. With the development of techniques on insect molecular genetics, bioinformatics and neurobiology in current years, taste perception mechanisms in insects have been better understood mainly in the following two aspects: (1) Insect gustatory receptor proteins (Grs): putative Grs of many insect species have been identified by bioinformatics, and the number and the protein sequences of Grs are extraordinarily divergent among different species of insects. In general, the Grs can be classified into phagostimulatory receptors and deterrent receptors based on the corresponding ligands. (2) Projections of gustatory sensory neurons on the central nervous system and neural coding mechanisms: projection of gustatory sensory neurons to different regions of the suboesophageal ganglion and the tritocerebrum of brain in insects has been investigated. This article reviews the research advances concerning basic characteristics of gustatory sensilla and gustatory sensory neurons, evolution, expression and function of Grs, projections of gustatory sensory neurons and plasticity of taste in insects.

Key words: Insects; taste perception; gustatory sensilla; gustatory receptors; neuron projections; taste coding

很多昆虫具有极其灵敏的味觉感受系统，在昆虫的取食选择、交配、产卵等行为过程中起着重要作用(Dethier and Crnjar, 1982)。昆虫的味觉感器(gustatory sensillum)主要分布在触角、下颚须、下唇须、舌、内唇、咽、足的跗节和产卵器等部位，每个味觉感器内分布有能感受不同刺激物质的味觉神

基金项目：国家自然科学基金项目(30800109)；国家杰出青年科学基金(30925026)
作者简介：汤清波，男，1975 年 7 月，博士，副教授，主要研究方向为昆虫生理生化，E-mail：qingbotang@126.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：czwang@ioz.ac.cn
收稿日期 Received：2011-06-17；接受日期 Accepted：2011-11-23

经元(gustatory neurons)。当自然界的刺激物质进入到昆虫味觉感器内部后，感器内味觉神经元中的味觉受体(gustatory receptors, Grs)能够“编码”外界化学物质的刺激信息，把刺激物的化学信号转换为电信号，通过神经轴突以脉冲的形式传送到中枢神经系统(central nervous system, CNS)进行整合，然后 CNS 输出调控行为的指令信息，受刺激昆虫完成对刺激物质的化学反应 (Schoonhoven *et al.*, 2005)。对昆虫味觉感受机制的研究不仅能够使我们深入了解昆虫化学感受行为的生理和分子基础，而且能够为进一步了解味觉在昆虫与植物漫长进化关系中的作用提供理论依据。

相对于昆虫的嗅觉感受机制，昆虫味觉感受机制的研究相对较少(闫凤鸣, 2011)。但是，近年来昆虫味觉的研究逐渐增多。本文对昆虫味觉感受机制的研究进展进行综述。

1 昆虫味觉感器、感受神经元及相关电生理研究方法

1.1 味觉感器的分布与特征

目前，已经鉴定出多种昆虫(包括蝇、蚊、蜜蜂、蝗虫、叶蝉、蚜虫、蛾和蝶类等)成虫或幼虫的味觉感器。一般可以分为毛状和栓锥状感器两种类型，毛状感器多分布在成虫足的跗节、翅缘和雌虫产卵器等部位；栓锥状感器多分布在成虫的喙上和幼虫口器的外颚叶、下颚须和内唇上，不同鳞翅目昆虫幼虫下颚上栓锥状感器的形态特征极其保守(Grimes and Neunzig, 1984a)，而不同昆虫幼虫下颚须上的味觉感器又可分为 3 个类型：锥型、钟型和指型，形状的差异与幼虫的取食特性相关(Grimes and Neunzig, 1984b)。黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 成虫味觉感器主要分布在触角第 3 节、下颚须及一对唇瓣上。唇瓣是果蝇主要的味觉感器，每个唇瓣上有31 个毛状味觉感器，根据这些感器的形状和位置可以把它们分为小型(small, S)、中型(intermediate, I)和长型(long, L)；S 型感器内有 4 个味觉神经元，而 I 型感器内只有 2 个，这些味觉神经元分别为糖、水、低浓度盐或高浓度盐及苦味物质神经元(Stocker, 1994; Amrein and Thorne, 2005)。电镜和光镜观察表明，不论是毛状感器还是栓锥状感器，每个感器内一般有一个机械感受神经元，其他则为味觉神经元，所以味觉感器既是一个化学感器又有机械感受的功能(Schoonhoven and van Loon, 2002)。果蝇幼虫的外围味觉器官分布在头部口钩上部的 3 对突起上，分别称为背器(dorsal organ)、端器(terminal organ)和腹器(ventral organ)，其中背器还是果蝇幼虫唯一的嗅觉器官(Stocker, 1994; Colomb *et al.*, 2007)；而幼虫体内的味觉感器主要分布在口沟后方咽的前上方(dorsal pharyngeal sense organs, DPS)、咽的下部(ventral pharyngeal sense organs, VPS)、咽的正上部(dorsal pharyngeal organ organs, DPO)及咽的后方(posterior pharyngeal sense organs, PPS)(Gendre *et al.*, 2004)。除了上述外围器官上的味觉感器外，果蝇成虫唇瓣内有一排只有在吮吸食物时才露出体外的味觉感器，咽有 3 簇对经过的食物再进行感受的味觉感器(Stocker and Schorderet, 1981; Schoonhoven *et al.*, 2005)。

又例如鳞翅目成虫，棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 雌虫前足第 5 跗分节上存在 14 个味觉毛状感器，在成虫的取食和产卵过程中起着重要的作用(Zhang *et al.*, 2010)。烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 成虫喙管的端部约有 120 个味觉锥状感器，分布在喙的背面、侧面和腹面，呈纵列状排列，感器平均直径和长度分别为 15 μm 和 60 μm；感器呈锥形笔状(proximal stylus)，从上到下有 6 ~ 7 列纵脊(cuticular ridges)，端部有一小型圆锥状笔头(distal cone)，笔头基部内陷为笔头窝(distinct socket)，表皮较薄；圆锥状笔头端部则有一直径约为 200 nm 的小孔，是化学物质进入感器的通道(Kvello *et al.*, 2006)。鳞翅目昆虫幼虫的味觉感器主要分布在幼虫口器的附肢上，其中主要有下颚须上的 5 个栓锥状味觉感器(另有 3 个是栓状嗅觉感器)、下颚外颚叶上的 4 个栓锥状感器和内唇上的 2 个乳头状感器；对于外颚叶上的 4 个栓锥状感器，其中位于口腔两侧的一对通常称为中栓锥感器，在中栓锥感器外侧的各一个感器称为侧栓锥感器，这 2 对感器在鳞翅目幼虫的取食选择过程中起着重要的作用，且外形结构在鳞翅目多种昆虫之间较为保守(Schoonhoven and van Loon, 2002)。

1.2 味觉感受神经元

光镜和电镜显示，鳞翅目幼虫下颚外颚叶上的每一个栓锥感器的基部深处各有 5 个感受神经元，每个感受神经元都是双极神经元；其中 1 个神经元的树突终止于栓锥的端部外起机械感受作用，另外 4 个感受神经元的树突伸入到栓锥的端部顶空，其上的受体与刺激化学物质相结合，从而把刺激物的化学信号转换为电信号，通过神经轴突以脉冲的形

式传送到 CNS 进行整合，然后 CNS 发出行为调控的输出指令信息(Schoonhoven *et al.*, 2005)。

关于昆虫味觉感器内的感受神经元的鉴定最初是建立在电生理学和行为学的基础上。绝大多数昆虫的味觉感器中都存在碳水化合物(如糖类)和盐类感受神经元，多数鳞翅目昆虫的味觉感器中有一个肌醇(inositol)感受神经元，而部分昆虫的味觉感器中有一个氨基酸感受神经元(Schoonhoven and van Loon, 2002)。对昆虫味觉栓锥感器感受谱研究最多的是大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 和烟草天蛾 *Manduca sexta* 这两种昆虫，其次是果蝇和棉铃虫等昆虫。但是，目前为止，对昆虫味觉感受神经元感受谱的鉴定还比较有限。

虽然多数昆虫味觉感器内存在糖类和盐类的感受神经元，但是，不同种甚至近缘种昆虫之间的味觉系统仍然存在差异。一些昆虫存在一些特异的感受神经元，如大菜粉蝶和菜粉蝶 *P. rapae* 幼虫口器的味觉栓锥感器内都有 2 个芥子油苷(glucosinolate)感受神经元，而多数巢蛾属 *Yponomeuta* 昆虫幼虫存在已六醇(dulcitol)或者山梨醇(sorbitol)的感受神经元，这些特异感受神经元对寄主这些代谢物质的反应决定了昆虫是否接受寄主或取食(van Drongelen, 1979)。把已六醇(dulcitol)或者山梨醇(sorbitol)注入到蔷薇科非寄主植物的叶片内后，十字花科专食性的紫色卷蛾 *Yponomeuta cagnagellus* 幼虫则会取食这些蔷薇科非寄主植物(Bernays *et al.*, 2004)。

一些学者根据昆虫味觉感受神经元的对应配体物质的类型，把能够刺激昆虫取食的物质称为刺激素(phagostimulants)，如糖、肌醇、氨基酸和寄主植物特异次生物质等，对这类物质反应的神经元称为刺激素神经元(phagostimulatory neurons)；而把盐、非寄主次生物质、有毒化学物质等抑制昆虫取食的物质称为抑制素(deterrents)，对这类物质反应的味觉神经元称为抑制素神经元(deterrent neurons)(Simmonds and Blaney, 1991; Bernays and Chapman, 2001a; Schoonhoven and van Loon, 2002)。例如棉铃虫幼虫口器下颚外颚叶上的侧栓锥感器内的刺激素神经元和抑制素神经元分别对蔗糖和印楝素敏感(Tang *et al.*, 2000)，中栓锥感器内的刺激素神经元和抑制素神经元分别对肌醇(Tang *et al.*, 2000)和黑芥子苷(sinigrin)敏感(王琛柱等，未发表资料)。

糖感受神经元是目前研究最多的味觉神经元，目前已经测定了多种昆虫对不同糖类的味觉反应。虽然多数昆虫都存在糖感受神经元，但是不同种类的昆虫之间存在显著差异，主要表现在糖感受神经元的配体糖种类和神经元反应强度上。如棉铃虫侧栓椎感器内存在一个敏感的蔗糖感受神经元，而美洲棉铃虫 *H. zea* 味觉感器内没有蔗糖感受神经元，却存在一个敏感的葡萄糖感受神经元(Dethier and Kuch, 1971)；甚至广食性的棉铃虫与其近缘种昆虫寡食性的烟青虫 *H. assulta* 对蔗糖的反应也存在差异(Tang *et al.*, 2000)。我们最近的研究发现棉铃虫幼虫中栓锥感器中的肌醇细胞对不同糖有一定的反应，表明该细胞可能是棉铃虫多食性的味觉细胞(Zhang *et al.*, 2011)。氨基酸感受神经元也是一类重要的味觉感受神经元，其主要作用是刺激昆虫取食，多数鳞翅目昆虫的氨基酸感受神经元分布在侧栓锥感器内(Schoonhoven and van Loon, 2002)。

除了刺激素神经元外，抑制素神经元也在昆虫寄主识别和取食选择过程中起着重要的作用。当用抑制素处理昆虫的寄主植物后，幼虫拒绝取食这些寄主植物(Vickerman and de Boer, 2002)。昆虫的一些抑制素神经元具有广谱性的特点，能够对不同结构的抑制素反应，而特异的神经元只对某种或者同类别的抑制素敏感。如大菜粉蝶和菜粉蝶幼虫的中栓锥感器和侧栓锥感器内分别存在一个广谱性和一个特异性的抑制素味觉神经元：中栓锥感器中广谱神经元能够对绿原酸(phenolic chlorogenic acid)、柚皮苷(glycoside naringin)和番木鳖碱(alkaloid strychnine)等不同结构的物质敏感(Zhou *et al.*, 2009)；而侧栓锥感器内存在一个对强心苷(cardenolides)敏感的特异抑制素神经元，能够对 0.1 ~ 0.3 mmol/L 的强心苷反应(van Loon and Schoonhoven, 1999)。

1.3　味觉电生理研究方法

研究昆虫味觉感器生理功能的传统手段多采用电生理学的方法来测定味觉感器对化学刺激物质的反应，通过记录和分析反应获得电位的类别和频率，并结合昆虫行为学上的生物测定来鉴定感器内味觉神经元的性质(Schoonhoven *et al.*, 2005)。根据电生理测定记录电极在味觉感器上连接的方式和部位的不同，研究方法主要分为顶端记录法、侧壁记录法和基部记录法 3 种。顶端记录法一般在研究成虫前足跗节上的味觉感器和鳞翅目幼虫口器下颚上的味觉感器时使用，测定昆虫产卵或取食时的电生理反应。操作时把待测试化合物的溶液注入至 1

根尖端直径比感器顶端略粗一点的玻璃电极内，在光学显微镜和微动操作仪的辅助下，套入到感器顶端上进行神经元反应电位测定（严福顺，1995）。Tang 等（2000）利用顶端记录法测定了鳞翅目两近缘种昆虫棉铃虫和烟青虫 6 龄幼虫口器下颚外颚叶上两对栓锥感器对取食刺激素和抑食素的味觉感受反应，发现两种幼虫栓锥感器对蔗糖和印楝素敏感的细胞均主要分布在侧栓锥感器，对肌醇敏感的细胞主要分布于中栓锥感器；寡食性昆虫烟青虫幼虫中栓锥感器对肌醇刺激的反应敏感性强于广食性昆虫棉铃虫；Zhang 等（2010，2011）利用顶端记录法测定并比较了棉铃虫和烟青虫成虫前足第 5 跗分节上的 14 个味觉毛状感器对蔗糖、葡萄糖、果糖、麦芽糖和 20 种氨基酸的电生理反应，发现这些物质能够诱导棉铃虫的 9 个感器和烟青虫的 8 个感器产生不同程度的反应，这两种昆虫之间对糖和氨基酸的反应存在显著差异，表明成虫前足跗节上的味觉感受毛在成虫取食和产卵的过程中起着重要的作用。

而对于太小而无法在光学显微镜下进行操作的感器一般用侧壁记录法和基部记录法进行测定。如鳞翅目幼虫口器下颚须上的 5 个味觉感器挤在一起且长度较短，利用顶端记录法则在光学显微镜下无法操作。而用侧壁记录法则以尖细的钨丝电极设法从感器的中腰部或基部刺入到内部味觉细胞膜外的合适位置，以构成记录回路，再在下颚须的顶部施以化合物刺激就可以获得实验的结果。和顶端记录法相比，侧壁记录和基部记录法属于单细胞记录的范畴，但是操作较复杂（严福顺，1995）。

2 昆虫味觉受体的特征及其进化和表达

2.1 味觉受体的特征

多数昆虫的味觉受体是利用生物信息学技术分析和鉴定出来的，且主要集中在双翅目昆虫果蝇和蚊等。表 1 列出了利用生物信息学手段发现的昆虫味觉受体家族。最早的昆虫味觉受体是在黑腹果蝇 *D. melanogaster* 的部分基因组信息中发现了一个拥有 39 个基因、编码 43 个味觉受体的蛋白家族，这些味觉受体类似于哺乳动物的嗅觉受体，都属于拥有 7 个跨膜域的 G 蛋白偶联受体（G-protein-coupled receptors）家族（Clyne *et al*., 2000）；而果蝇全基因组序列分析发现果蝇有 60 个味觉受体基因，编码 68 个味觉受体，不同受体之间氨基酸序列相似性较低（15% ~25%），反映了味觉受体家族识别不同化合物的功能多样性（Dunipace *et al*., 2001；Scott *et al*., 2001；Robertson *et al*., 2003）。冈比亚按蚊 *An. gambiae* 和埃及伊蚊 *Ae. aegypti* 的味觉受体基因数目分别为 52 个和 79 个，其编码的受体蛋白分别为 76 个（Hill *et al*., 2002）和 114 个（Kent *et al*., 2008）。

表 1 已知昆虫的味觉受体家族

Table 1 Taste receptor families in different insect species

昆虫种类 Insect species	味觉受体数目 Number of gustatory receptors	主要表达器官 Expression organs	推测的主要配体物质 Putative ligands	参考文献 References
黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	68	唇瓣、咽、足、翅 Labellum, pharynx, legs, wings	糖、苦味物质、信息素、CO_2 Sugars, bitters, hormone, CO_2	Clyne *et al*., 2000; Robertson *et al*., 2003; Amrein and Thorne, 2005
埃及伊蚊 *Aedes aegypti*	91	吸喙、触角、下颚须、足 Proboscises, antennae, maxillary palps, legs	糖、CO_2 Sugars, CO_2	Melo *et al*., 2004; Pitts *et al*., 2004; Kent *et al*., 2008
西方蜜蜂 *Apis mellifera*	10	头部、下唇须、舌、触角 Head, labial palps, glossa, antennae	糖类 Sugars	Robertson and Wanner, 2006
冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*	76	吸喙、唇瓣、足 Proboscises, labellar lobe, legs	糖、CO_2 Sugars, CO_2	Hill *et al*., 2002; Pitts *et al*., 2004
家蚕 *Bombyx mori*	58	–	糖、苦味物质、CO_2 Sugars, bitters, CO_2	Wanner and Robertson, 2008; Kent and Robertson, 2009

–:不明了 Not clear.

昆虫糖受体是味觉受体家族中的一个重要分支，也是目前研究较多的昆虫味觉受体。已经发现果蝇和家蚕 *Bombyx mori* 等多种昆虫的糖受体或推测糖受体，不同种昆虫糖受体多肽链的长度一般在第 327 ~ 472 个氨基酸之间，相似性变化为 53% ~ 100%，但是与其他非糖味觉受体的相似性较低；进化分析表明，鳞翅目、膜翅目蜂类和赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 糖受体的同源性较高，而与双翅目昆虫的同源性较低。与其他味觉受体相比，昆虫糖受体肽链在 N-端略长，尤其在双翅目昆虫中表现突出。此外，所有昆虫的糖受体 N-端都有一个保守的“前峰”(pre-peak)疏水氨基酸基序，具体表现为 hHxAh(G/A/S)Phhhh(G/A/S)Qhh(G/A/S)hhPh(h 可为任何疏水氨基酸)，最后位置的脯氨酸尤为保守。除此之外，糖受体还具有如下其他特征：(1) 跨膜域Ⅰ以丝氨酸开始，跨膜域Ⅱ以色氨酸结束；(2) 跨膜域Ⅲ和Ⅳ分别有一个保守的谷氨酸和丝氨酸位点；(3) 胞内环Ⅱ(ICL2)也有一个保守的色氨酸；(4) 糖受体与其他味觉受体的一个重要差别在于跨膜域Ⅶ(TM7)中的 TY 后位的氨基酸不是如其他味觉受体为疏水氨基酸，而是谷氨酸，该位点可作为糖受体的一个标志；(5) 除此之外，糖受体还具有其他一些味觉受体的共有特征，如 C-端的跨膜域 TM6/ICL3/TM7 是味觉受体中的保守区域(Kent and Robertson, 2009)。

2.2　昆虫味觉受体的进化

昆虫化学感觉受体的一个显著特征是序列分异(sequence divergence)、基因重复(gene duplication)和基因丢失(gene loss)现象较多，所以受体氨基酸相似性较低(Wanner and Robertson, 2008)。基因组比较发现，果蝇的味觉和嗅觉基因家族都起源于一个超基因家族且进化存在关联：果蝇嗅觉基因数目较多，而系统发生学上却较单一，该基因谱系可能源于味觉感受超基因家族的一个分支；相对于嗅觉，味觉受体基因数目较少，但不同基因之间的序列分化更为明显，系统发生分枝更加分散，即使同一属的近似物种，其编码的受体氨基酸序列一致性低于 12% (Scott *et al.*, 2001; Robertson *et al.*, 2003)。此外，昆虫味觉和嗅觉受体的第 7 个跨膜域和 C-端结构域都存在一个共同的基序(motif)，再次证明这两类受体源于共同的化学受体家族祖先(Isono and Morita, 2010)。

在基因组内的分布上，多数味觉受体基因分散于基因组上，只有少数基因能够聚类到一个染色体上。如果蝇染色体 3L 上的 *Gr64a* – *f* 6 个基因、*Gr5a* 和 X 染色体上的 *Gr61a* 聚到一起，这些基因都与编码糖类受体有关；内含子进化分析表明味觉受体基因来源于一个长的 N-端外显子(编码第 1 ~ 5 个跨膜区)和 3 个剩余外显子(编码第 6 ~ 7 个跨膜区)的基因(Robertson *et al.*, 2003)；有趣的是，几个味觉受体基因 *Gr63F1*，*Gr10B1* 和 *Gr21D1* 能够在嗅觉器官触角中表达(Dunipace *et al.*, 2001; Scott *et al.*, 2001)，味觉受体基因 *Gr21D* 特异表达的神经元在 CNS 中的投射部位为嗅觉神经中枢触角叶的嗅小球(glomeruli)内(Scott *et al.*, 2001)，如果这些味觉受体基因编码嗅觉受体蛋白，则表明嗅觉受体的功能可能已从这个化学感受超基因家族中单独进化了数次，甚至可能追溯到 4 亿年前昆虫从水生演化到陆生的时代(Robertson *et al.*, 2003)。同样，冈比亚按蚊 *An. Gambiae* 的味觉受体基因 *GPRor7*(又称 *AgOr7*)能够在胚、幼虫、蛹以及成虫的体躯、触角、喙和下颚须等器官中表达，抗血清反应也表明 AgOr7 受体蛋白能够在雌性冈比亚按蚊的嗅觉、下颚须和喙以及幼虫的触角和下颚须的感器中表达，表明 AgOr7 可能为一直系同源(orthologs)基因，可能在蚊类和其他昆虫的化学感受信号转导过程中起着重要的作用(Pitts *et al.*, 2004)。

比较冈比亚按蚊 *An. gambiae*、埃及伊蚊 *Ae. aegypti* 和果蝇的味觉受体家族序列发现，这 3 种昆虫味觉受体家族都起源于共同的化学感受超基因家族祖先，这个超级家族内两种蚊的味觉受体所在的谱系已经分别单独进化了 1.5 亿年(Kent *et al.*, 2008)。对于糖受体基因，双翅目昆虫和鞘翅目昆虫糖受体基因的进化均源自本支谱系的一个祖先基因，而鳞翅目和膜翅目昆虫的糖受体则源自本支谱系的两个祖先基因；膜翅目昆虫的糖受体可能不能识别不同类别的糖，而蛾类昆虫却能够识别不同类别的糖(Kent and Robertson, 2009)。Kent 和 Robertson(2009)比较了 12 种果蝇、3 种蚊、2 种鳞翅目昆虫及西方蜜蜂 *Apis mellifera*、赤拟谷盗和丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 等昆虫 8 个糖受体的进化情况，结果发现不同种的蝇有基因丢失、基因重复和基因功能失去的现象，西方蜜蜂和丽蝇蛹集金小蜂只有 2 个糖受体基因，而赤拟谷盗有 12 个味觉受体；同时还发现，家蚕的 4 个糖受体 *BmGr5-8* 基因的内含子出现“外显子化”的现象，这是第一次在昆虫上发现这个不同寻常的现象，该现象一般是反转录转座子(retrotransposon)或者短散

布重复序列(short interspersed nuclear elements, SINE)的剪接位点(splice sites)进化的结果(Sorek, 2007)。西方蜜蜂的基因组中嗅觉受体基因多达163个,但是只有10个推测的味觉受体基因,这个现象可能是西方蜜蜂这种特殊的社会性昆虫进化的反映:植物以没有有毒物质的花蜜和花粉来回报蜜蜂的传粉,而花蜜的98%的成分是糖类和水,蜜蜂不需要其他多个味觉受体识别寄主(Robertson and Wanner, 2006)。

昆虫受体的进化和其寄主专化性是密切相关的。专食性果蝇 *D. sechellia* 和多食性果蝇 *D. simulans* 的基因进化比较发现,专食性果蝇 *D. sechellia* 不但丢失编码嗅觉、味觉基因的速度比多食性果蝇 *D. simulans* 快10倍,而且其剩余的"感受"基因进化速度也较快,反映了不同食性的果蝇觅食和寄主专化的进化策略(McBride, 2007)。而在昆虫所有味觉受体中,糖受体和 CO_2 受体的保守性则较高,甚至不同目昆虫之间的受体出现多个直系同源现象,这在昆虫嗅觉受体和其他味觉受体上是很少见的,这可能是昆虫能量来源之一的糖类结构相对比较一致,而植物的次生物质的结构和进化则复杂得多(Robertson and Kent, 2009; Kent and Robertson, 2009)。

2.3 味觉受体的空间表达和功能

虽然利用生物信息学手段发现了多种昆虫可能的味觉受体,但是只有果蝇部分受体的空间表达和功能得到了检测,多数味觉受体的功能还没有得到验证。这可能是由于昆虫味觉受体在细胞内的表达量较低,很难利用原位杂交等常规手段进行检测(Scott *et al.*, 2001; Thorne *et al.*, 2005)。而近年来利用构建的 GaL4/UAS 果蝇转基因系统则能够解决这个问题,其原理是利用特定的启动子或增强子(*Gr* 启动子),以组织特异性的方式激活转录调控因子 *GaL4* 的表达,*GaL4* 又以同样的方式引起 *GaL4* 反应元件(UAS)-靶基因的转录。该系统需分别建立一个 *Gr* 启动子-*GaL4* 转基因昆虫品系和一个无启动子的 UAS-报告基因-味觉受体基因的转基因昆虫品系,两个转基因系的杂交后代可以特异性表达 *UAS-Gr* 靶基因,这种表达由报告基因 *GFP*(绿色荧光蛋白基因)或 *lacZ*(β-半乳糖苷酶基因)特异性显示。利用该系统,Dunipace 等(2001)和 Scott 等(2001)分别发现了 *Grs* 在果蝇唇瓣、翅、足和咽中味觉神经元中的表达图谱。表2列出了部分味觉受体及其配体物质。

果蝇的一些味觉受体可以在多个形态学上相似的味觉感器中表达,而另外一些味觉受体则在某亚类感器中表达,表明不同形态结构的感器在味觉功能上的异质性(functional heterogeneity)(Hallem *et al.*, 2006),而个别味觉受体不在味觉器官中表达(Thorne and Amrein, 2008)。Gr5a 是果蝇 Gr 家族中研究较为深入的一个味觉受体,该受体基因位于 X 染色体上,*Gr5a* 缺失突变体果蝇对海藻糖的电生理和行为反应强度都减弱;而把 *Gr5a* 重新导入缺失突变体果蝇后,果蝇恢复了对海藻糖的正常反应(Dahanukar *et al.*, 2001);空间表达显示几乎每头果蝇的唇瓣和足跗节味觉感器中的糖神经元中都能够表达该基因(Chyb *et al.*, 2003)。此外,还发现 *Gr5a* 缺失突变体果蝇除了丧失对海藻糖的反应活性外,其对葡萄糖苷、葡萄糖和松三糖的反应活性也显著降低,但是对蔗糖和麦芽糖的活性没有受到影响(Chyb *et al.*, 2003; Dahanukar *et al.*, 2007; Jiao *et al.*, 2007),这些研究表明 *Gr5a* 不是特异的海藻糖受体基因,果蝇还存在其他的糖受体。

除此之外,还发现了果蝇第3染色体上的 *Gr61a* 和 *Gr64a – f* 共7个疑似糖受体基因,这7个受体基因都能够与 *Gr5a* 在一个味觉受体神经元内表达,但是它们与 *Gr5a* 的具体关系还不明了。目前只对 *Gr64a* 的功能作了探讨,发现 *Gr64a* 缺失突变体果蝇丧失了对麦芽三糖和果糖的活性,但是对葡萄糖、果糖和海藻糖的活性没有显著受到影响;而 *Gr5a* 和 *Gr64a* 双基因缺失突变体昆虫丧失了对一切糖类的活性(Dahanukar *et al.*, 2007)。还有研究发现 Gr64a – f 受体对海藻糖的活性也有显著影响(Slone *et al.*, 2007)。以上结果表明:(1)不同的受体可能对应不同的配体糖类;(2)但是,单一的受体(如 Gr5a)并不一定特异对应一种配体糖(如海藻糖),该受体还可能与识别其他糖物质(如葡萄糖苷和葡萄糖等)相关;(3)而单一的配体物质(如海藻糖)并不一定结合一种受体(如 Gr5a),还可能存在其他的受体(如 Gr64a – f)影响昆虫对该糖类的反应;(4)而其他糖类对应的糖受体、不同糖受体和糖类是否存在一一对应关系及不同的糖受体是否能够在一个神经元表达还不清楚。这些结果说明昆虫糖受体和配体物质之间对应关系的复杂性,还需要深入研究。但是,至少表明了果蝇不同的糖受体之间(如 Gr5a 和 Gr64a)可能具有异源二聚体(heterodimers)的特型(Isono and Morito, 2010)。

果蝇另外一个味觉受体 Gr66a 则是苦味物质咖

表 2　已知昆虫的主要味觉受体及其配体物质

Table 2　Taste receptors and the corresponding ligands in different insect species

昆虫种类 Insect species	味觉受体名称 Receptors	表达器官 Expression organs	所在神经元可同时表达的其他受体 Co-expression in the same neuron	配体物质 Ligands	参考文献 References
黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	Gr5a	唇瓣、足、咽 Labellum, legs, pharynx	Gr28a, Gr28bC, Gr61a, Gr64a-f	麦芽糖 Maltose	Dunipace *et al*., 2001 Thorne *et al*., 2004 Moon *et al*., 2006 Dahanukar *et al*., 2007 Jiao *et al*., 2007 Ebbs and Amrein, 2007 Wang *et al*., 2004
	Gr22b	唇瓣、足、咽 Labellum, legs, pharynx	Gr66a, Gr22e	苦味 Bitters[#]	
	Gr22e	唇瓣、足、上唇、咽、翅、触角、下颚须 Labellum, legs, labial palp, pharynx, wing, antenna, maxillary palps	Gr66a	苦味 Bitters[#]	
	Gr22f	唇瓣 Labellum	Gr66a, Gr22e	苦味 Bitter[#]	
	Gr28be, Gr32a	唇瓣、足、咽 Labellum, legs, pharynx	Gr66a, Gr22e	苦味 Bitter[#]	
	Gr59b	唇瓣 Labellum	Gr66a, Gr22e	信息素/苦味 Pheromone/bitter[#]	
	Gr66a	唇瓣、足、上唇、咽 Labellum, legs, labial palp, pharynx	Gr22e	咖啡因 Caffieine	
	Gr68a	足 Leg	–	信息素 Pheromone	
	Gr39a. a – a. d	唇瓣 Labellum	–	信息素 Pheromone[#]	
	Gr61, Gr64a – f			糖类 Sugars[#]	
	Gr21, Gr63a	触角叶、幼虫头部 Antennal lobe, head	Gr63a, Gr21a	CO_2	Kwon *et al*., 2007
家蚕 *Bombyx mori*	Gr8, Gr9, Gr45, Gr47, Gr60	–	–	–	Wanner and Robertson, 2008
	Gr1N – 2N, Gr3	–	–	CO_2	Robertson and Kent, 2009
	Grs4 – 8	–	–	糖类 Sugars[#]	
烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*	HR5	触角 Antenna	–	–	Krieger *et al*., 2002
	Cr1, Cr5	–	–	糖类 Sugars[#]	Robertson and Wanner, 2006
西方蜜蜂 *Apis mellifera*	Gr1, Gr2	头、下唇须、触角、舌 Head, labial palp, antenna, glossa	–	糖类 Sugars[#]	Robertson and Wanner, 2006
埃及伊蚊 *Aedes aegypti*	AaOr7	吸喙、唇瓣、足 Proboscises, labellar lobe, legs	–	–	Melo *et al*., 2004
	Gr14	–	–	苦味 Bitters	Wanner and Robertson, 2008
	Gr1 – 3	–	–	–	
冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*	Agor7	吸喙、唇瓣、足 Proboscises, labellar lobe, legs	–	–	Pitts *et al*., 2004
	Gr2	–	–	苦味 Bitters	Wanner and Robertson, 2008
	Gr22 – 24	–	–	CO_2	Robertson and Kent, 2009

[#] 表示推测的配体物质 Putative ligands；–：不明了 Not clear.

啡因的主要受体(Moon *et al*., 2006),该单一受体并不能完全发挥咖啡因受体的功能(Lee *et al*., 2009),其他受体 Gr93a 也与咖啡因的识别相关(Jiao *et al*., 2008)。Gr66a 苦味受体与糖受体 Gr5a 在果蝇不同的味觉神经元中表达,说明果蝇调控糖类和苦味物质的味觉反应分属于不同类型的味觉神经元(Wang *et al*., 2004)。Gr68a 受体只在雄性果蝇前足上的味觉感器中特异表达,可能与雄性果蝇探测雌虫性信息素有关;缺失 Gr68a 基因的雄性果蝇不但交配的时间短于正常个体,而且这些个体交配前的振翅行为也明显减少,在 30 min 内有 41% 的个体交配失败,而正常情况下则只有 5% 的个体不能成功交配(Thorne *et al*., 2004)。

借助于其他生物感受系统的研究方法也可以为研究昆虫味觉受体的表达提供捷径。如胍丁胺(agmatine, 1-amino-4-guanidobutane)是一种具有阳离子特性的神经递质,当胍丁胺和其他刺激物质混合刺激动物的化学感器时,能够通过开放的细胞膜阳离子通道进入到神经元或者细胞内,而积累在神经元内的胍丁胺可以用抗体进行鉴定,从而定位活性细胞的位置和数目(Marc, 1999)。van Loon 等(2008)利用胍丁胺的这种特性成功地鉴定了大菜粉蝶栓锥感器内的蔗糖味觉神经元,这将为研究昆虫味觉受体的表达提供一个新的途径。

3 昆虫味觉受体神经元在中枢神经系统的投射及编码机制

3.1 味觉受体神经元在中枢神经系统的投射

昆虫味觉神经元在 CNS 中投射研究的手段主要有钴染色法(Stocker and Schorderet, 1981; 王琛柱, 2003)、还原银染色法、Golgi 银浸渍法(Ignell and Hansson, 2005)、荧光免疫法(Wang *et al*., 2004; Marella *et al*., 2006)及荧光标记法(Dunipace *et al*., 2001; Kvello *et al*., 2006)等。如利用钴填充技术发现烟草天蛾幼虫下颚栓锥感器内的神经元在 CNS 的投射区域为咽下神经节/后脑(suboesophageal ganglion/tritocerebrum)(Kent and Hildebrand, 1987)。目前在果蝇上应用较多的为荧光免疫法和荧光标记法:荧光免疫法是利用荧光免疫技术标记味觉受体基因,如 Wang 等(2004)利用绿色荧光蛋白抗体(anti-GFP)发现果蝇糖受体 Gr5a, Gr32a 和 Gr66a 等 7 个糖受体基因在 SOG 中的投射位置和投射荧光强度有显著差异;荧光标记法还是利用 GaL4/UAS 转基因果蝇系统,不过该系统还具有钙离子敏感的绿色荧光蛋白基因(*UAS-Gr-CaMP*),当味觉刺激物质刺激昆虫的外围味觉感器时,可以利用共聚焦显微镜来观察 CNS 不同位置被标记味觉受体荧光强度的动态实时变化(Marella *et al*., 2006)。

昆虫外围味觉神经元在 CNS 中的投射部位一般为食道下神经节(subesophageal ganglion, SOG)和后脑(Ignell and Hansson, 2005; Kvello *et al*., 2006)。果蝇成虫的产卵器、翅上和足上少量的味觉神经元投射到胸腺(thoracic ganglia),而其他器官包括唇瓣、体内咽部及足上多数的味觉神经元首先投射到 SOG,信息在 SOG 进行初步整合后再上行至 CNS(Schoonhoven *et al*., 2005; Kvello *et al*., 2006; Marella *et al*., 2006)。果蝇幼虫口钩上部的端器和 3 条背器上的味觉神经轴突通过触角神经投射到脑部,而其他的端器神经及所有的腹器神经轴突通过下颚神经投射到 SOG;咽上不同部位如上部、下部和端部上的味觉神经轴突通过上唇神经也投射到 SOG,且咽部神经元和其他味觉器官上的神经元在 SOG 的投射位置存在差异(Colomb *et al*., 2007)。

简而言之,果蝇味觉神经元在 CNS 中的投射与味觉神经元的种类或性质相关,主要表现为:(1)不同味觉感器中的味觉神经元甚至不同器官中的同一类神经元在 SOG 中的投射位置可能不同(Wang *et al*., 2004);(2)诱导果蝇取食的味觉神经元和取食趋避作用的神经元在 CNS 中的投射区域也不同(Thorne *et al*., 2004; Wang *et al*., 2004; Marella *et al*., 2006);(3)果蝇唇瓣上与取食驱避相关的神经元轴突从 SOG 两侧投射到 SOG 的同一区域,而与引诱取食相关的神经元只从一侧投射到 SOG(Thorne *et al*., 2004; Wang *et al*., 2004);(4)唇瓣上的水敏感神经元分别投射在 SOG 中的前侧区和中心区域,且中心区域的神经分枝较少(Inoshita and Tanimura, 2006);(5)幼虫类似于成虫,味觉神经元在 SOG 中的投射位置与神经元所在的味觉器官相关,诱导取食的神经元和抑制取食的神经元如咖啡因神经元在脑中的投射位置分别在幼虫 SOG 的前方和后方(Colomb *et al*., 2007)。

冈比亚按蚊和埃及伊蚊不同器官上的味觉神经元在 SOG 和后脑中的投射区域可以划分为 7 个保守的区域(regions),这 7 个区域的名称分别为 P, AD1, AD2, AV, AL, PV 和 TC,味觉神经元在这几个区域内的端丛(terminal arborizations)与伏蝇

Phormia regina、果蝇的 SOG 和后脑中的端丛形态相似，表明了双翅目昆虫味觉感受系统在解剖学上的同源性（Ignell and Hansson, 2005）。鳞翅目昆虫烟芽夜蛾成虫喙上的味觉神经元通过下颚神经投射到咽下神经节/后脑的同侧或异侧（Kvello *et al.*, 2006）。

3.2　味觉感受神经元的编码机制

关于昆虫外围味觉受体神经元编码刺激信息的模式主要有 3 种理论。

第一种称为交叉纤维模式（across-fibre pattern），该理论认为昆虫味觉感器内的多个神经元能够同时识别同一类刺激物质信息，并通过轴突纤维同时向 CNS 传递重叠的信息，幼虫 CNS 获得的信息是多个神经元共同“编码”的结果（Dethier and Crnjar, 1982）。最新的研究发现，棉铃虫中栓锥感器内的肌醇细胞可以对一些糖类产生反应，表明肌醇细胞可能是多食性棉铃虫的一个相对“广谱性”的味觉细胞（张雪凝等, 2011）。

第二种称为单线标记模式（labeled lines model），即昆虫感器内的味觉神经元只对一些“特异”的物质敏感，例如寄主植物的次生物质，而对其他物质则无反应，反应信息分别由单个神经元轴突传至 CNS 进行信息整合并决定昆虫的行为（Simmonds and Blaney, 1991; Bernays and Chapman, 2001a）。果蝇糖类和苦味物质味觉神经元在 SOG 的投射位置分别为前侧和后侧，表明果蝇的外围味觉神经元的编码模式属于单线标记模式（Marella *et al.*, 2006）。一些学者认为，多食性昆虫的味觉细胞能够识别多种寄主的刺激，从而表现为多食性，其味觉编码模式属于交叉纤维模式；而寡食性昆虫的味觉细胞只能识别某一类寄主的次生物质，其味觉编码模式为单线标记模式（Schoonhoven and van Loon, 2002）。

Kvello 等（2006）利用神经生物素示踪技术显示烟芽夜蛾成虫喙上味觉神经元在 CNS 的投射方式可以分为两种类型：第一种类型的神经元轴突从脑部一侧投射到咽下神经节/后脑脊部；第二种类型表现为神经元轴突从脑部两侧投射到咽下神经节的下部，但是这两类的神经元的感受本质以及其编码模式属于交叉纤维还是单线标记还不清楚。笔者分析了鳞翅目多食性昆虫棉铃虫和寡食性昆虫烟青虫对其寄主棉花和辣椒叶片汁液的电生理反应发现，这两种昆虫味觉神经元均具有单线标记模式电位反应的特点（van Loon *et al.*, 2008）。

第三种称为时间编码模式（temporal-coding models），该模式认为昆虫对刺激物质的编码与取食的时间长度密切相关（Smith and St John, 1999; Scott and Giza, 2000），如味觉的可塑性可能属于此类方式。

4　昆虫味觉的可塑性

昆虫的味觉感受在某种程度上表现一定的可塑性，主要表现在下列 2 个方面。

4.1　取食经历诱导的味觉可塑性（diet-induced plasticity）

取食经历影响昆虫后期的味觉反应，表现为反应强度增加或者减弱（脱敏，desensitization）现象。Glendinning 等（1999, 2001）研究发现，前期有食用咖啡因（caffeine）经历的烟草天蛾幼虫对咖啡因和水杨苷（salicin）的敏感性降低，但是对马兜铃酸（aristolochic acid）的刺激反应没有影响；而前期食用含有水杨苷和马兜铃酸的烟草天蛾对这些物质的敏感性没有降低。这可能是咖啡因和水杨苷诱导的神经信号转导途径相同。此外，利用咖啡因直接刺激侧栓锥感器一段时间后，依然能够诱导幼虫对咖啡因的脱敏现象，表明脱敏过程是通过直接影响感器内苦味敏感细胞的神经转导发生的。

对其他昆虫的研究进一步证明了昆虫的这种取食诱导效应。甘蓝饲养的菜粉蝶幼虫在行为上对绿原酸（phenolic chlorogenic acid，酚酸类化合物）、柚皮苷（flavonol glycoside naringin，黄酮类化合物）及番木鳖碱（alkaloid strychnine，生物碱类化合物）十分敏感，而旱金莲 *Tropaeolum majus* 和人工饲料饲养的幼虫对绿原酸不敏感，人工饲料饲养的幼虫对柚皮苷和番木鳖碱也不敏感。电生理反应结果表明，甘蓝饲养的菜粉蝶幼虫中栓锥感器的神经元对这 3 种化合物的反应显著高于旱金莲或人工饲料饲养的幼虫。这表明取食经历引起的脱敏至少与其味觉神经元的敏感性降低有关，对结构不同化合物的交叉脱敏可能是由于激发的同一神经元的感受性降低引起的（Zhou *et al.*, 2009）。

以棉花叶片和辣椒果实作为基质的选择性行为实验表明，番木鳖碱及毒毛旋花子苷 K（strophanthink，强心甾类化合物）对正常人工饲料饲养的棉铃虫有很强的取食抑制效果，但添加番木鳖碱的人工饲料饲养的幼虫在行为上对番木鳖碱和毒毛旋花子苷 K 均不敏感；添加毒毛旋花子苷 K 人工饲料饲养的幼虫在行为上对番木鳖碱和毒毛旋

花子苷 K 也不敏感。电生理结果表明，正常人工饲料饲养的棉铃虫幼虫中栓锥感器的抑制素神经元对这两种化合物的反应显著高于添加番木鳖碱和毒毛旋花子苷 K 人工饲料饲养的幼虫。由此可见，棉铃虫取食经历引起的味觉脱敏行为可能与其抑制素神经元的味觉感受性降低有关，对不同抑制素的交叉适应可能是由于对这些化合物起反应的同一神经元的变化而引起(Zhou *et al*., 2010)。

4.2 细胞间的抑制和增效作用(inhibitory and synergistic interactions)

这种现象表现为两种以上混合物质诱导昆虫的味觉反应与单一物质诱导的反应不一致，这种不一致也表现在一种物质抑制或者增强另外一种物质的反应。抑制反应常表现在刺激素和抑制素的混合物之间，如糖类抑制抑制素细胞的反应(Glendinning *et al*., 2000)或者抑制素抑制糖细胞的反应(Messchendorp *et al*., 1996)。抑制的强度常与抑制物质的浓度相关，如蔗糖显著抑制烟草天蛾幼虫咽上感器(epipharyngeal sensilla)对咖啡因的反应强度，但是中栓锥感器内的苦味细胞对咖啡因的反应却没有受蔗糖的影响(Schoonhoven and Yan, 1989)。

除此之外，两种同类的物质刺激同一个味觉细胞时，细胞的反应强度也可能会降低。如蔗糖和葡萄糖混合物诱导家蚕幼虫糖细胞反应的频率显著小于单一糖类诱导的频率(Schoonhoven and van Loon, 2002)；谷氨酸显著降低灯蛾 *Grammia geneura* 中栓锥感器对组氨酸的反应强度，但是氨基酸不影响侧栓锥感器对蔗糖的反应强度，这可能因为中栓锥内氨基酸和蔗糖刺激的细胞为一个细胞，而侧栓锥内氨基酸和蔗糖的反应是相互独立的(Bernays and Chapman, 2001b)。相反，一些混合物诱导的反应强度均高于单一物质诱导的强度。如肌醇和葡萄糖、丝氨酸和丙氨酸的混合物诱导昆虫的味觉反应强度均高于这些单一物质诱导的强度(Bernays and Chapman, 2001b; Schoonhoven and van Loon, 2002)。虽然从行为学和电生理学上发现多种昆虫的味觉感受具有一定的可塑性，但是这种可塑性的深入生理基础还不清楚。

5 小结和展望

目前，昆虫味觉感受机制的研究多集中在双翅目昆虫上，其次是鳞翅目，而其他类群的昆虫研究较少；针对成虫的研究多，针对幼虫研究少；电生理研究和神经生物学研究相对较多，而分子生物学的研究少。虽然利用生物信息学的手段鉴定了多个昆虫的味觉受体基因，但是对这些基因可能编码蛋白的功能知之甚少。

令人庆幸的是，昆虫味觉感受机制的研究越来越受到关注，研究的深度和广度也在不断扩展，尤其是一些新技术如分子遗传学技术、共聚焦显微镜技术和钙成像技术等在昆虫学研究上的应用，使我们对昆虫味觉受体及其味觉神经元的编码机制的理解更加深入。特别是模式昆虫果蝇味觉感受机制的深入研究，为揭示其他昆虫的味觉机理及昆虫间的比较研究奠定基础。

展望未来，我们认为昆虫味觉编码机制的研究将主要集中在如下几个方面：(1)味觉受体的分子生物学研究：虽然已经利用生物信息学的手段鉴定了几种昆虫的味觉受体基因，但是对这些基因可能编码蛋白的功能知之甚少；同时，味觉受体基因和嗅觉受体基因的关系及进化也是关注的一个焦点。(2)昆虫味觉受体对应的配体物质及关系：早期的电生理学研究表明，不同种昆虫的味觉配体谱不同，表明一些味觉受体具有种的特异性。但是目前只有果蝇屈指可数的几个味觉受体与配体物质的对应关系被初步确定，而这种关系还存在许多不明了之处。其他多数味觉受体味觉的配体还不清楚。(3)味觉信号在 CNS 的编码和整合：虽然有研究表明果蝇的外围味觉神经元在 CNS 中的编码模式属于单线标记模式，但是几个味觉神经元的投射研究并不能充分证明这一点，这种编码模式是否适合其他昆虫还有待继续研究；另外，昆虫味觉信号在 CNS 是如何编码的，CNS 不同信号区域之间的关联及如何整合来决定昆虫行为的取舍也是味觉感受机制研究的重点；(4)味觉与其他信号的整合和相互作用：昆虫单个行为的神经生物学应该是一个系统工程学，这其中不仅包括味觉，也包括了嗅觉和机械感觉等，这些信号如何整合及其相互作用也有待我们深入研究。此外，开展对其他类群昆虫味觉感受机制的研究也能够为全面了解昆虫味觉的感受机制及进化提供证据。

参考文献(References)

Amrein H, Thorne N, 2005. Gustatory perception and behavior in *Drosophila melanogaster*. *Curr. Biol*., 15(17): R673 – R684.

Bernays EA, Chapman RF, 2001a. Taste cell responses in the polyphagous arctiid, *Grammia geneura*: towards a general pattern for caterpillars. *J. Insect Physiol*., 47(9): 1029 – 1043.

Bernays EA, Chapman RF, 2001b. Electrophysiological responses of taste cells to nutrient mixtures in the polyphagous caterpillar of *Grammia geneura*. *J. Comp. Physiol. A*, 187(3): 205–213.

Bernays EA, Hartmann T, Chapman RF, 2004. Gustatory responsiveness to pyrrolizidine alkaloids in the *Senecio* specialist, *Tyria jacobaeae* (Lepidoptera, Arctiidae). *Physiol. Entomol.*, 29: 67–72.

Chyb S, Dahanukar A, Wickens A, Carlson JR, 2003. *Drosophila Gr5a* encodes a taste receptor tuned to trehalose. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(Suppl. 2): 14526–14530.

Clyne PJ, Warr CG, Carlson JR, 2000. Candidate taste receptors in *Drosophila*. *Science*, 287: 1830–1834.

Colomb J, Grillenzoni N, Ramaekers A, Stocker RF, 2007. Architecture of the primary taste center of *Drosophila melanogaster* larvae. *J. Comp. Neurol.*, 502: 834–847.

Dahanukar A, Foster K, van der Goes van Naters WM, Carlson JR, 2001. A Gr receptor is required for response to the sugar trehalose in taste neurons of *Drosophila*. *Nat. Neurosci.*, 4(12): 1182–1186.

Dahanukar A, Lei YT, Kwon JY, Carlson JR, 2007. Two Gr genes underlie sugar reception in *Drosophila*. *Neuron*, 56(3): 503–516.

Dethier VG, Crnjar R, 1982. Candidate codes in the gustatory system of caterpillars. *J. Gen. Physiol.*, 79: 549–569.

Dethier VG, Kuch JH, 1971. Electrophysiological studies of gustation in lepidopterous larvae. I. Comparative sensitivity to sugars, amino acids, and glycosides. *Z. Vergl. Physiol.*, 72: 343–363.

Dunipace L, Meister S, McNealy C, Amrein H, 2001. Spatially restricted expression of candidate taste receptors in the *Drosophila* gustatory system. *Curr. Biol.*, 11: 822–835.

Ebbs ML, Amrein H, 2007. Taste and pheromone perception in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Eur. J. Physiol.*, 454: 735–747.

Gendre N, Lüer K, Friche S, Grillenzoni N, Ramaekers A, Technau GM, Stocker RF, 2004. Integration of complex larval chemosensory organs into the adult nervous system of *Drosophila*. *Development*, 131: 83–92.

Glendinning JI, Brown H, Capoor M, Davis A, Gbedemah A, Long E, 2001. A peripheral mechanism for behavioral adaptation to specific "bitter" taste stimuli in an insect. *J. Neurosci.*, 21: 3688–3696.

Glendinning JI, Ensslen S, Eisenberg ME, Weiskopf P, 1999. Diet-induced plasticity in the taste system of an insect: localization to a single transduction pathway in an identified taste cell. *J. Exp. Biol.*, 202: 2091–2102.

Glendinning JI, Nelson N, Bernays EA, 2000. How do inositol and glucose modulate feeding in *Manduca sexta* caterpillars? *J. Exp. Biol.*, 203: 1299–1315.

Grimes LR, Neunzig HH, 1986a. Morphological survey of the maxillae in last stage larvae of the suborder Ditrysia (Lepidoptera): mesal lobes (Laciniogaleae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 79(3): 510–526.

Grimes LR, Neunzig HH, 1986b. Morphological survey of the maxillae in last stage larvae of the suborder Ditrysia (Lepidoptera): palpi. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 79(3): 491–509.

Hallem EA, Dahanukar A, Carlson JR, 2006. Insect odor and taste receptors. *Annu. Rev. Entomol.*, 51: 113–135.

Hill CA, Fox AN, Pitts RJ, Kent LB, Tan PL, Chrystal MA, Cravchik A, Collins FH, Robertson HM, Zwiebel LJ, 2002. G protein-coupled receptors in *Anopheles gambiae*. *Science*, 298: 176–178.

Ignell R, Hansson BS, 2005. Projection patterns of gustatory neurons in the suboesophageal ganglion and tritocerebrum of mosquitoes. *J. Comp. Neurol.*, 492: 214–233.

Inoshita T, Tanimura T, 2006. Cellular identification of water gustatory receptor neurons and their central projection pattern in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103(4): 1094–1099.

Isono K, Morito H, 2010. Molecular and cellular designs of insect taste receptor system. *Front Cell Neurosci.*, 4: 20.

Jiao Y, Moon SJ, Wang X, Ren Q, Montell C, 2008. Gr64f is required in combination with other gustatory receptors for sugar detection in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 18: 1797–1801.

Jiao YM, Moon SJ, Montell CA, 2007. A *Drosophila* gustatory receptor required for the responses to sucrose, glucose, and maltose identified by mRNA tagging. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104(35): 14110–14115.

Kent LB, Robertson HM, 2009. Evolution of the sugar receptors in insects. *BMC Evol. Biol.*, 9: 41.

Kent LB, Walden KKO, Robertson HM, 2008. The Gr family of candidate gustatory and olfactory receptors in the yellow-fever mosquito *Aedes aegypti*. *Chem. Senses*, 33(1): 79–93.

Krieger J, Raming K, Dewer YME, Bette S, Conzelmann S, Breer H, 2002. A divergent gene family encoding candidate olfactory receptors of the moth *Heliothis virescens*. *Euro. J. Neurosci.*, 16: 619–628.

Kvello P, Almaas TJ, Mustaparta H, 2006. A confined taste area in a lepidopteran brain. *Arthropod. Struct. Dev.*, 35: 35–45.

Kwon JY, Dahanukar A, Weiss LA, Carlson JR, 2007. The molecular basis of CO_2 reception in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104(9): 3574–3578.

Lee Y, Moon SJ, Montell C, 2009. Multiple gustatory receptors required for the caffeine response in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 4495–4500.

Marc RE, 1999. Mapping glutamatergic drive in the vertebrate retina with a channel-permeant organic cation. *J. Comp. Neurol.*, 407: 47–64.

Marella S, Fischler W, Kong P, Asgarian S, Rueckert E, Scott K, 2006. Imaging taste responses in the fly brain reveals a functional map of taste category and behavior. *Neuron*, 49: 285–295.

McBride CS, 2007. Rapid evolution of smell and taste receptor genes during host specialization in *Drosophila sechellia*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104: 4996–5001.

Melo ACA, Rützler M, Pitts RJ, Zwiebell LJ, 2004. Identification of a chemosensory receptor from the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*, that is highly conserved and expressed in olfactory and gustatory organs. *Chem. Senses*, 29: 403–410.

Messchendorp L, van Loon JJA, Gols GJZ, 1996. Behavioural and sensory responses to drimane antifeedants in *Pieris brassicae* larvae. *Entomol. Exp. Appl.*, 79: 195–202.

Moon SJ, Köttgen M, Jiao Y, Xu H, Montell C, 2006. A taste receptor required for the caffeine response in vivo. *Curr. Biol.*, 16: 1812–1817.

Pitts RJ, Fox AN, Zwiebel LJ, 2004. A highly conserved candidate chemoreceptor expressed in both olfactory and gustatory tissues in the malaria vector *Anopheles gambiae*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101(14): 5058-5063.

Robertson HM, Kent LB, 2009. Evolution of the gene lineage encoding the carbon dioxide receptor in insects. *J. Insect Sci.*, 9: 19.

Robertson HM, Wanner KW, 2006. The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. *Genome Res.*, 16(11): 1395-1403.

Robertson HM, Warr CG, Carlson JR, 2003. Molecular evolution of the insect chemoreceptor gene superfamily in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(2): 14537-14542.

Schoonhoven LM, van Loon JJA, 2002. An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 48: 215-263.

Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2005. Insect-Plant Biology. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford. 183-189.

Schoonhoven LM, Yan FS, 1989. Interference with normal chemoreceptor activity by some sesquiterpenoid antifeedants in an herbivorous insect *Pieris brassicae*. *J. Insect Physiol.*, 35: 725-728.

Scott K, Brady R, Cravchik A, Morozov P, Rzhetsky A, Zuker C, Axel R, 2001. A chemosensory gene family encoding candidate gustatory and olfactory receptors in *Drosophila*. *Cell*, 104: 661-673.

Scott TR, Giza BK, 2000. Issues of gustatory neural coding: where they stand today. *Physiol. Behav.*, 69: 65-76.

Simmonds MSJ, Blaney WM, 1991. Gustatory codes in lepidopterous larvae. *Symp. Biol. Hung.*, 39:17-27.

Slone J, Daniels J, Amrein H, 2007. Sugar receptors in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 17(20): 1809-1816.

Smith DV, St John SJ, 1999. Neural coding of gustatory information. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 9(4): 427-435.

Sorek R, 2007. The birth of new exons: mechanisms and evolutionary consequences. *RNA*, 13(10): 1603-1608.

Stocker RF, 1994. The organization of the chemosensory system in *Drosophila melanogaster*: a review. *Cell Tissue Res.*, 275: 3-26.

Stocker RF, Schorderet M, 1981. Cobalt filling of sensory projections from internal and external mouthparts in *Drosophila*. *Cell Tissue Res.*, 216: 513-523.

Tang DL, Wang CZ, Luo LE, Qin JD, 2000. Comparative study on the responses of maxillary sensilla styloconica of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* and oriental tobacco budworm *H. assulta* larvae to phytochemicals. *Sci. China C*, 43(6): 606-612.

Thorne N, Amrein H, 2008. Atypical expression of *Drosophila* gustatory receptor genes in sensory and central neurons. *J. Comp. Neurol.*, 506: 548-568.

Thorne N, Bray S, Amrein H, 2005. Function and expression of the *Drosophila* Gr genes in the perception of sweet, bitter and pheromone compounds. *Chem. Senses*, 30(Suppl. 1): i270-i272.

Thorne N, Chromey C, Bray S, Amrein H, 2004. Taste perception and coding in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 14: 1065-1079.

van Drongelen W, 1979. Contact chemoreception of host plant specific chemicals in larvae of various *Yponomeuta species* (Lepidoptera). *J. Comp. Physiol.*, 134: 265-279.

van Loon JJA, Schoonhoven LM, 1999. Specialist deterrent chemoreceptors enable *Pieris* caterpillars to discriminate between chemically different deterrents. *Entomol. Exp. Appl.*, 91: 29-35.

van Loon JJA, Tang QB, Wang HL, Wang CZ, Zhou DS, Smid HM, 2008. Tasting in plant-feeding insects: from single compounds to complex natural stimuli. In: Philip LN, Cobb M, Marion-Poll F eds. Insect Taste. Taylor and Francis Press, London. 103-120.

Vickerman DB, de Boer G, 2002. Maintenance of narrow diet breadth in the monarch butterfly caterpillar: response to various plant species and chemicals. *Entomol. Exp. Appl.*, 104: 255-269.

Wang CZ, 2003. Techniques used in insect neurobiological research: backfilling neurons with cobalt. *Entomol. Knowl.*, 40(1): 88-89. [王琛柱, 2003. 昆虫神经生物学研究技术: 用钴回填法对神经元染色. 昆虫知识, 40(1): 88-89]

Wang Z, Singhvi A, Kong P, Scott K, 2004. Taste representations in the *Drosophila* brain. *Cell*, 117: 981-991.

Wanner KW, Robertson HM, 2008. The gustatory receptor family in the silkworm moth *Bombyx mori* is characterized by a large expansion of a single lineage of putative bitter receptors. *Insect Mol. Biol.*, 17(6): 621-629.

Yan FM, 2011. Chemical Ecology. 2nd ed. Science Press, Beijing. 28-47. [闫凤鸣, 2011. 化学生态学. 第2版. 北京: 科学出版社. 28-47]

Yan FS, 1995. The gustatory sensilla in lepidopteran insects and the research methods of gustatory electrophysiology. *Entomol. Knowl.*, 32(3): 169-171. [严福顺, 1995. 鳞翅目昆虫的味觉感受器及其电生理研究方法. 昆虫知识, 32(3): 169-171]

Zhang XN, Tang QB, Jiang JW, Ma Y, Hu XM, Yan FM, 2011. Responses of medial sensillum of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) larvae to inositol and sugars. *Journal of Henan Agricultural University*, 45(1): 79-85. [张雪凝, 汤清波, 蒋金炜, 马英, 胡锡敏, 闫凤鸣, 2011. 棉铃虫幼虫中栓锥感器对肌醇和糖类的电生理反应. 河南农业大学学报, 45(1): 79-85]

Zhang YF, Huang LQ, Ge F, Wang CZ, 2011. Tarsal taste neurons of *Helicoverpa assulta* (Guenée) respond to sugars and amino acids, suggesting a role in feeding and oviposition. *J. Insect Physiol.*, 57: 1332-1340.

Zhang YF, van Loon JJA, Wang CZ, 2010. Tarsal taste neuron activity and proboscis extension reflex in response to sugars and amino acids in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *J. Exp. Biol.*, 213(16): 2889-2895.

Zhou DS, van Loon JJA, Wang CZ, 2010. Experience-based behavioral and chemosensory changes in the generalist insect herbivore *Helicoverpa armigera* exposed to two deterrent plant chemicals. *J. Comp. Physiol. A*, 196(11): 791-799.

Zhou DS, Wang CZ, van Loon JJA, 2009. Chemosensory basis of behavioural plasticity in response to deterrent plant chemicals in the larva of the small cabbage white butterfly *Pieris rapae*. *J. Insect Physiol.*, 55(9): 788-792.

(责任编辑: 袁德成)